雜糧作物生產技術改進研討會專刊
臺灣省農業試驗所特刊第49號(1995)

淹水對玉米生長和發育的影響

蔡秀隆[1] 朱德民[2]
[1] 國立屏東技術學院農園系
[2] 國立中興大學農藝學研究所

摘　要

本省年雨量雖然充沛，但分佈不均勻，易造成水災濕害。玉米雖為耐濕性的作物，但是三天以上淹水，亦會造成傷害。在整個玉米生長期中，以種子發芽期對淹水濕害最敏感，其次是營養生長期V3至V5期，生殖生長期若遇淹水不發生倒伏，則傷害不大。淹水濕害造成產量減少，品質變劣。產量減少主要由於每穗子粒數的減少，粒重影響較少；主要原因是植株本身之光合產物供源潛勢（source potential）及積儲潛勢（sink potential）均因淹水而受到限制。

玉米幼苗期遭受淹水濕害，葉片生長立刻受到明顯的限制，老葉發生黃化，光合能力減退。此時幼苗有二種根系，種子根發生腐爛，不定根生長受抑制，但是淹水卻促進莖部較上節位不定根的萌發及生長，此種不定根具有通氣組織（aerenchyma）有利於植株耐濕性的產生。淹水濕害造成根系生長受抑制，直接影響對養分的吸收，特別是氮素。分析幼苗各部位氮素的濃度，發現地上部莖葉氮素明顯的減少，但根部氮素濃度並不低於對照植株，顯然根部的氮素無法轉運至地上部供給莖葉利用。

淹水不僅限制根部氮素向上轉運，亦改變根部含氮化合物成分，NO_3-N、NO_2-N 及胺基酸有累積增加現象。胺基酸中以 tyrosine 及 alanine 增加最多，而 aspartic acid 卻有減少的現象。分析氮素代謝的酵素活性，證實根部胺基酸含量增加，主要由於自行合成的增加，非由蛋白質分解而來。根部累積多量胺基酸在其生理上必有重要的意義，這種累積現象可能與玉米耐淹性有關。

關鍵語：玉米、淹水、發芽、產量、氮素代謝。

前　言

生長的作物，特別是旱田作物在生長過程中必須要有適當的水份供應，纔能生長良好，過多或過少的水分會影響其生長，輕者抑制生長、發育，重者造成植株的死亡，因此水分在作物生產過程中為一個相當重要的環境因子。然而自然界中雨水的供

應常非人們所求，往往在某一地區造成自然的災害。本省年雨量在1500-2500 mm，可說是雨量充沛，但可惜降雨分配不均，每年五至九月之間，大雨驟落，在排水不良地區常造成淹水的災害。根據農林廳（1994）指出本省作物遭受自然災害以淹水最爲嚴重，1993 年全省農業災害面積約3萬5千公頃，其中水害面積占 80% ，損失金額高達新臺幣 9 億 5 千多萬元左右。1994年 8 月企連續四個颱風的侵襲，水害之嚴重，更是記憶猶新。

淹水爲害作物最大的原因爲土壤空隙充塞水分，土壤發生缺氧，作物根部無法自土壤中獲得足夠的氧氣，以進行呼吸作用，結果能量產生減少，而間接干擾代謝作用的進行，因而影響作物的生長與發育（朱與蔡，1992）。

本試驗以玉米爲材料，利用盆栽或田間栽培，人工進行淹水處理，以瞭解淹水後對玉米生長發育的影響，特別是對玉米氮素代謝的影響，以做爲玉米栽培或育種之參考。

材料與方法

本試驗採用臺農 351 號等十個玉米品種(系) 爲材料 (詳如表 7)。試驗分爲盆栽及天間兩部份，盆栽試驗係以 1/2000 a Wagner 盆缽進行，使用砂質壤土，混合堆肥及化學肥料，種子播種於盆中，至適當株齡，進行人工淹水處理，淹水深度爲高出土面 2-5 cm，淹水時間長短視試驗目的而定。田間試驗之試區大小爲2.8 × 5 m，株行距 25 × 70 cm ，每小區種 4 行，完全區集設計，肥料用量 N-P_2O_5-K_2O 相當於 200-90-90 kg ha^{-1}，栽培管理按本省一般玉米栽培方法實施之；人工淹水處理淹水深度高出土面 5-10 cm，淹水時間長短按試驗目的而定，並以不淹水處理爲對照。

依試驗目的調查農藝性狀，項目包括發芽率、發芽活力、幼苗乾重、子粒產量、一穗粒數及百粒重、幼苗葉長、根長、根重等，並計算光合產 物始源潛勢(source potential) 及積儲潛勢 (sink potential)(盧，1985；Zeevaart, 1979)。生理性狀包括葉綠素含量、氮磷鉀含量 (Yoshida et al., 1972）及幾種重要酵素活性：phosphoenolpyruvate carboxylase (Nakamoto et al., 1983) 、nitrate reductase 、glutamate synthase 、glutamine synthetase 、glutamate dehydrogenase 等 (Oaks et al., 1980）。

在資料分析方面，所有之試驗資料進行變方分析，達顯著水準再以 LSD 進行平均值顯著性測驗。

結果與討論

一、玉米整個生育期間對淹水濕害的敏感性

玉米如同其他作物，在整個生育期間，不同的發育階段對淹水濕害的反應並不相同。將玉米生育期粗分爲三個階段，即發芽期、營養生長期及生殖生長期。植株分別以盆栽及田間栽培進行人工淹水處理。

試驗結果發現發芽時期對淹水最爲敏感，只要六個小時淹水即明顯抑制種子發芽（表 1），淹水 72 小時則完全抑制發芽，其次爲營養生長期三葉期至五葉期（V3-V5），人工淹水五天，產量減少 30-37% 左右（表 2），淹水時間愈長，產量的減少也愈多，並且春作較秋作嚴重。玉米在生殖生長期遭受淹水，若不發生植株倒伏，一般對產量的減少影響不大。

淹水造成產量構成成分減少主要的原因是每穗子粒數目的減少，百粒重影響較小（表 2）。進一步分析產量減少原因是光合

Table 1. Effect of flooding duration on corn seed germination of cv. TNG351 (germination temperature 30/25℃)

Flooding duration (hr)	Germination rate (%)	Germination vigor (%)	Seedling dry weight (mg)
Control	98.3 a*	98.3 a	74.6 a
6	56.7 b	25.0 b	77.3 a
12	30.0 c	0.0 c	46.7 b
24	16.7 d	1.7 c	20.0 c
48	8.3 d	0.0 c	0.0 c
72	0.0 c	0.0 c	0.0 c

* Values followed by the same letter in each colum are not significantly different at 0.05 level by LSD.

Table 2. Effect of a 5-day flooding treatment excuted at various growth stage on the grain yield of corn cv. TNG 351 (pot experiment, spring crop of 1991)

Flooding stage	Grain yield (g pl^{-1})	Kernel number per ear	100-kernel weight (g)
Control	122.4	501.6	19.9
V1	90.5	387.7	19.3
V3	78.0	312.4	20.9
V5	86.3	338.9	20.9
V8	102.9	407.4	20.8
R0	110.9	507.5	18.1
R1	106.5	463.6	18.6
R3	123.1	506.4	20.1
$LSD_{0.05}$	12.7	70.4	2.5

V1: First leaf stage; V3: Third leaf stage ; V5: Fifth leaf stage; V8: Eighth leaf stage; R0: Ear formation stage; R1: Silking stage ; R3: 24 days after silking.

產物供給－即供源潛勢（source potential）受到限制，而子粒本身積存光合產物的能力－即積儲潛勢（sink potential）亦受到限制，前者包括葉面積（leaf area , LA）及葉面積持續期（leaf area duration, LAD)，後者包括子粒充實速率（kernel filling rate, KFR）及子粒有效充實期（kernel effective filling duration, KEFD），都受到影響（表 3）以致造成產量的下降。

Table 3. Effect of a 5-day flooding treatment excuted at various growth stage on the source and sink potential of corn cv. TNG 351 (pot experiment, spring crop of 1991)

	Flooding stage		
Parameter	Control	V3	V8
Source			
LA (m^2 pl^{-1})	0. 52 a	0. 41 b	0. 50 a
LAD (m^2 day^{-1} pl^{-1})	7. 45 a	6. 24 b	7. 61 a
NAR (g m^{-2} day^{-1})	7. 76 b	3. 96 c	9. 84 a
CGR (g pl^{-1} day^{-1})	2. 41 b	1. 03 c	3. 12 a
Potential	57. 8 b	24. 7 c	74. 8 a
Sink			
KFR (g pl^{-1} day^{-1})	5. 02 a	4. 28 b	5. 06 a
KEFD (day)	19. 9 a	14. 9 b	16. 6 b
Potential	99. 9 a	63. 7 c	84. 0 b
Partitioning factor	2. 1 b	4. 2 a	1. 6 c

* Values followed by the same letter in each row are not significantly different at 0.05 level by LSD.

玉米被認爲是耐淹性作物之一，特別是臺農 351 號經淹水試驗被認爲是耐淹性品種之一(高，1984)，但是種子發芽對淹水亦表現十分敏感。Fausey and McDonald (1985) 也發現玉米雜交種較自交系不耐淹水，以 48 小時人工淹水明顯抑制種子發芽。在整個玉米生育期間，發芽期對淹水最敏感可能是種子由休眠狀態進入代謝狀態，這種生理轉變型期之間對外界環境的要求特別高。

作物的產量本身受三個因子的控制，即光合產物供源潛勢，積儲潛勢及分配係數大小。一般作物在遭受逆境時，對光合產物分配影響較小，而影響較大爲光合產物供源潛勢。作物供源潛勢受葉面積大小及單位面積光合作用速率的控制。在玉米幼苗期中，葉面積大小和葉面積持續期都減少，NAR（net assimilation rate）及 CGR（crop growth rate）減少更是明顯。吳 (1986) 也指出玉米在齊膝期經一天淹水處理即可抑制 CGR，淹水五天，CGR 減少幾達一半，可見玉米

CGR 對於人工淹水相當敏感。

人工淹水亦明顯降低子粒充實速率及子粒有效充實期，結果子粒積儲潛勢亦下降。吳 (1986) 同樣地發現玉米在齊膝期人工淹水一天即明顯降低子粒充實速率，淹水五天以上，子粒充實速率減少達 50% 以上，氏認爲人工淹水對子粒充實期影響不大。在本試驗中，充實速率及充實期均受到影響，尤其是在本省春作子粒充實時期，氣溫已上升，縮短五天，對產量影響不可謂之不大。

二、玉米幼苗對淹水的反應

由於玉米 V3-V5 期對淹水特別敏感，因此選擇四葉期的玉米幼苗爲材料，砂耕盆栽，進行人工淹水試驗。無論是地上部莖葉及地下部根系生長均受到明顯的抑制（圖 1）。此時第六、七枚葉片正在伸展（expanding）受到抑制最爲明顯（圖 2），老葉則發生黃化、捲縮的現象，葉片的葉綠素含量、光合作用酵素活性及呼吸作用均有減少的現象（表 4）。

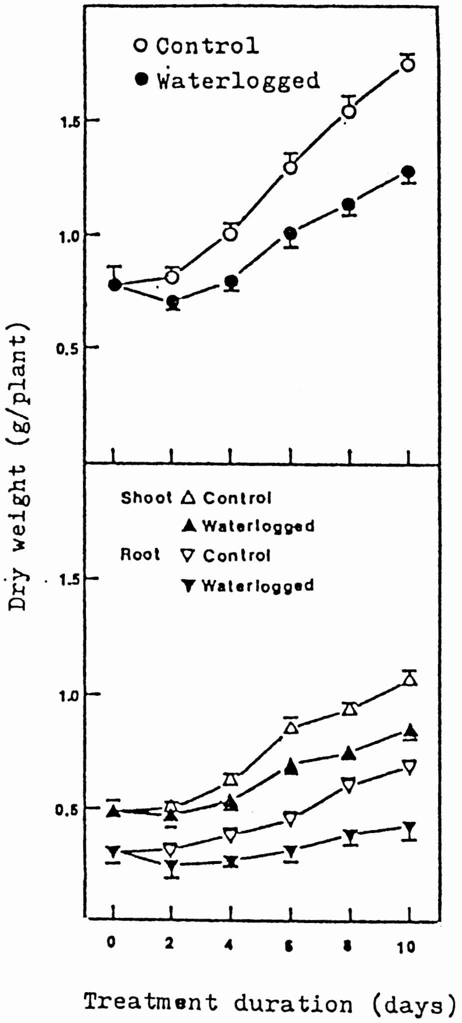

Fig. 1. Effect of flooding treatment at 4-leaf stage (V4) on the plant growth of corn seedling.

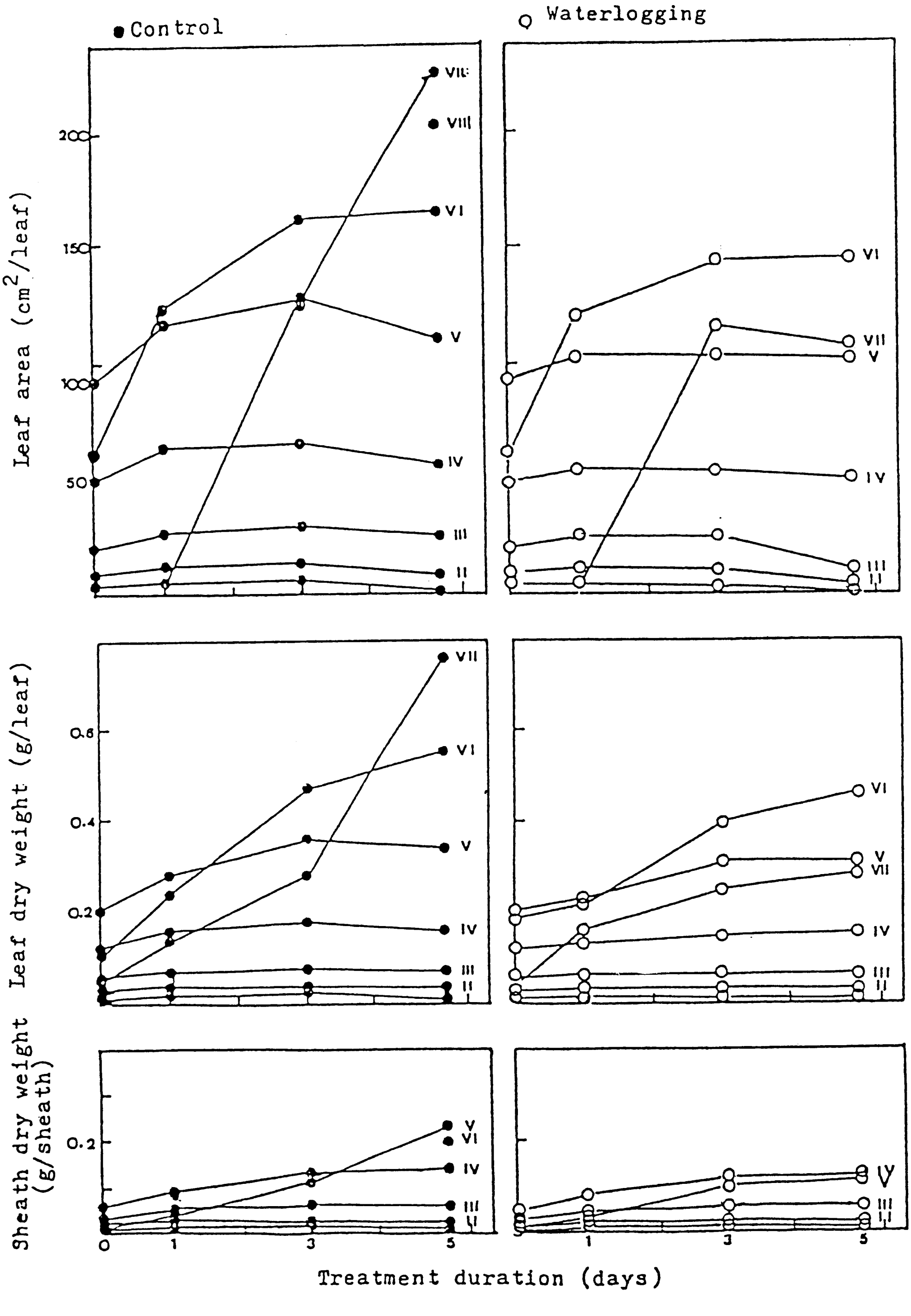

Fig. 2. Effect of flooding treatment at 4-leaf stage on the shoot growth of corn seedling. Numbers Ⅰ through Ⅷ indicate leaves at different node positions counted from bottom.

Table 4. Effect of flooding treatment at V4 stage on the soluble protein content, chlorophyll and PEPCase activity in the 4th leaf of corn seedling (cv. TNG 351)

Characteristic	Treatment duration (day)			
	3		5	
	Control	Flooding	Control	Flooding
Soluble protein (mg g^{-1}FW)	26. 4	23. 6	29. 1	23. 1
Chlorophyll (mg g^{-1}FW)	0. 98	0. 83	1. 15	0. 80
PEPCase (μ mol mg^{-1}chl hr^{-1})	802. 5	303. 1	813. 5	472. 1

* Significantly different at the treatment duration within one characteristic at p=0.05.

與地上部相比較，玉米幼苗根部生長受抑制的程度大於地上部。四葉期的玉米幼苗有二種形式的幼根，一爲種子根（seminal root），一爲不定根（adventitious root）。經過三天以上人工淹水處理，種子根發生腐爛，不定根生長受到明顯的抑制，但是淹水卻能引誘較高節位不定根的形成（圖 3），這些根具有通氣組織（aerenchyma）（圖 4），有助於玉米在長期淹水下適應性的產生。

一般作物正在伸展葉片的生長對環境相當敏感，玉米幼苗四葉期第六、七葉片正在伸展。本試驗雖然沒有測定葉片水分潛勢（water potential），但是測定葉片 proline 含量發現有累積的情形，此種現象意味著玉米幼苗遭受人工淹水處理，可能發生缺水（water deficiency），因此葉片伸展受到明顯的抑制，是否意味著因淹水處理而造成葉片發生缺水而限制其生長。Wenkert et al. (1981)指出玉米葉片生長速率對淹水濕害的反應比其他葉片生理性狀反應敏感。老葉的黃化，可能是人工淹水時，氮素吸收受到抑制所引起的。

田間淹水濕害的發生最先影響爲根的生長，然後再間接影響地上部的生長發育。在四葉期玉米，根有二種，一爲種子根，一爲不定根，人工淹水後，種子根所受到的傷害特別嚴重，幾天淹水，種子根發生腐爛，幾乎失去根的作用，不定根生長亦受到限制，但是能刺激更多不定根在較高節位形成，這種新形成的根有通氣組織，有助於地上部氧氣向根部輸送，此種說法前後經許多學者證實（Drewet al., 1979；Kawase, 1981）。Yu et al. (1969) 也曾指出增加不定根數目及通氣組織是玉米在淹水下能生存的條件之一，此也說明玉米較其他旱田作物耐濕的原因之一。

三、淹水對玉米植株氮素吸收的影響

由於玉米幼苗在淹水處理後，根部生長受到抑制，根系活力降低。許多報告均指出其對養分的吸收亦受到相當的限制，特別是氮素（吳，1986；鄭，1987；Singh and Ghildyal, 1980）。Sieben (1964) 指在淹水下，玉米產量的減少最主要的原因是由於氮素的缺少。Wenkert et al. (1981) 也指出受到

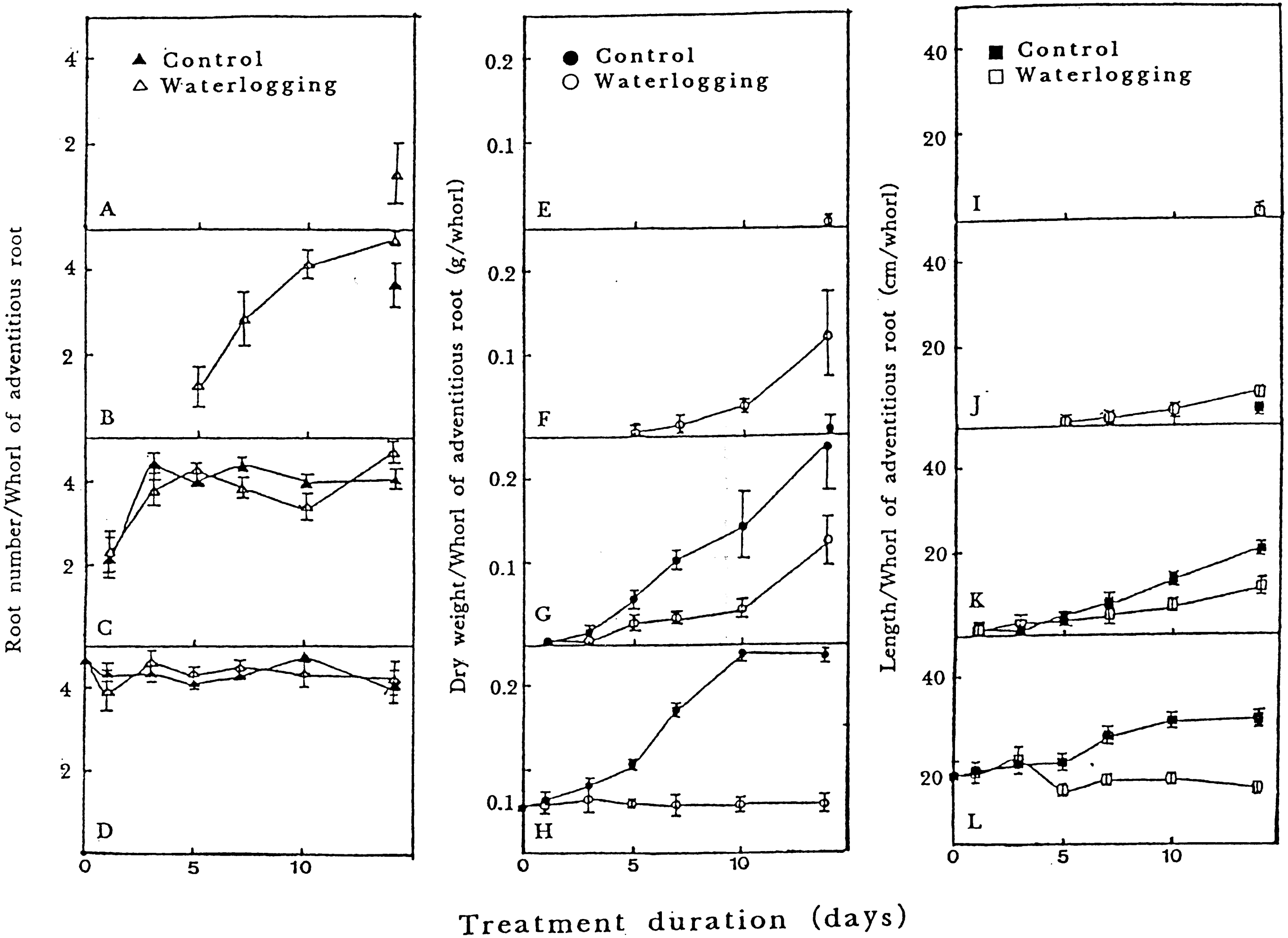

Fig. 3. Effect of flooding treatment at 4-leaf stage on the adventitious root growth of corn seedling. (A,E,I: 4th whorl adventitious roots. B,F,J: 3rd whorl adventitious roots. C,G, K: 2nd whorl adventitious roots. D,H,L: 1st whorl adventitious roots. Counted from bottom)

淹水濕害的玉米幼苗葉片黃化，主要是缺乏氮素所造成的，由此可見玉米幼苗遭受人工淹水後會明顯影響礦物元素的吸收，特別是氮素。

玉米遭受淹水濕害造成植株缺乏氮素有幾種可能：(i) 淹水濕害下減少根部對氮素的吸收，(ii) 淹水造成土壤中氮素流失與脫氮的損失，(iii) 淹水增加氮素被固定於土中。

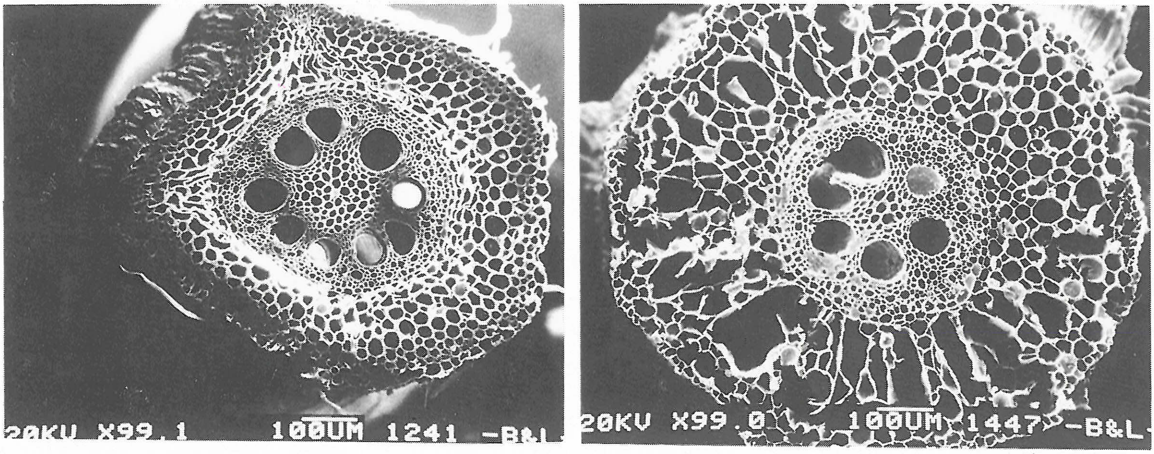

Fig. 4. Scanning electron microscopy of the adventitious root of corn seedling subjected to flooding treatment.(upper photo: flooded, bottom photo: control)

Table 5. Effect of a 5-day flooding treatment executed at V4 stage on the recovery percentage of ^{15}N-ammonium sulfate supplied to corn plant of cv. TNG 351 (pot experiment, spring crop of 1989)

Treatment	Recovered in soil (%)	Recovered in plant (%)	Not recovered (%)
Control	11	42-46	43-47
Flooding	11	31-36	53-58

本試驗利用 ^{15}N 標示的 $(NH_4)_2SO_4$ 施用土壤中來探討氮肥的動向。在生長正常玉米盆中所施下的氮肥有 11% 左右被留存在土壤中，42-46% 的氮肥被玉米植株所吸收，其餘 43-47% 則無法回收，大多爲脫氮及滲漏損失（表 5）。當玉米遭受淹水濕害後，一生長季所施下氮肥仍然有 11% 留存在土壤中，被植物吸收的比例降低爲 31-36% ，剩

下53-58% 左右的氮吧爲脫氮及滲漏損失，顯然淹水濕害可以增加土壤中氮素脫氮及滲漏，也減少植物根部對氮素的吸收。Wenkert et al. (1981) 曾試驗發現 NO_3-N 在土壤中很容易滲漏，在淹水狀況下更易發生脫氮作用。Kai and Wada (1979) 也指出淹水土壤，NH_4-N 在土壤中固定作用增加。本試驗施用銨態氮－硫酸銨後也明顯發現在淹水下滲漏及脫氮的比例增加，相對地根部吸收量減少。根部吸收減少，一方面由於氮素供應減少，最主要原因是根部吸收能力降低。

四、淹水對玉米幼苗根系氮素轉運的影響

分析遭受淹水濕害的玉米幼苗植株含氮濃度，均明顯的減少（表6），再仔細分析地上部莖葉及根部含氮濃度，均發現地上部莖葉氮素濃度顯著地低於對照植株，但是根部氮素濃度並未低於對照植株，這種變化不僅發現在臺農351號，甚至其他品種（系）中均有一致的反應（表7）。此種現象可能是由於根部所吸收氮素因缺乏能量而抑制其往地上部轉運，以致氮素在根部累積。

Table 6. Effect of flooding treatment at V4 stage on the concentration (%) of N, P, K elements in the whole corn seedling (cv. TNG 351)

Element element	Treatment duration (day) 1		3		5	
	Control	Flooding	Control	Flooding	Control	Flooding
N	2. 70	2. 67	2. 37	2. 08	2. 12	1. 86
P	0. 30	0. 32	0. 26	0. 30	0. 23	0. 32
K	7. 60	7. 11	6. 53	6. 07	5. 75	5. 43

Table 7. Effect of a 5-day flooding treatment at V4 stage on nitrogen concentration (%) in leaf and root of ten corn genotypes (pot experiment, fall crop of 1988)

Genotype	Leaf Control	Leaf Flooding	Root Control	Root Flooding
TNG351	2. 36	1. 72	1. 57	1. 67
TA2598	2. 77*	1. 89	1. 67	1. 84
TA1410	2. 39	2. 07	1. 76	1. 78
TN11	2. 35*	1. 61	1. 65	1. 73
TN5	2. 48	1. 77	1. 66	1. 75
H95P	2. 74*	1. 76	1. 92	1. 90
H95	2. 29	1. 81	1. 61	1. 69
85S1	2. 30	1. 94	1. 69	2. 02*
85S4	2. 35*	1. 72	1. 46	1. 81*
85S9	2. 43*	1. 80	1. 46	1. 65

*Significantly different at p=0.05.

根部的轉運能力可由木質部溢出液（xylem exudate）變化來證明，玉米幼苗淹水一天，木質液溢出率降低 50% 左右，淹水三天木質液溢出率降低 70% 左右（圖 5），明顯地說明淹水濕害抑制根部往地上部轉運能力。

淹水濕害除了抑制根系氮素轉運能力外，亦改變根部含氮化合物。根部含氮化合物中以 nitrate-N 爲主，淹水一天後，根部木質液的 nitrate-N、nitrite-N 與 amide-N 含量都明顯的增加，尤其是 nitrite-N，淹水五天，仍維持相當高的含量（表 8）。

Table 8. Changes in the content of nitrogen compounds in root exudate of corn cv. TNG 351 plants under a 5-day flooding (growth chamber, 1989)

Nitrogen	Days of flooding			
	0	1	3	5
	------------------ $\mu g\ g^{-1}$gexudate ------------------			
Ammonium-N				
Control	3.3	0.0	0.0	0.0
Flooding	3.3	0.0	0.0	0.0
Amide-N				
Control	15.0	16.2	11.6	15.9
Flooding	15.0	22.1*	11.3	19.2
Nitrite-N				
Control	31.7	31.5	21.5	15.9
Flooding	31.7	85.7*	47.1*	44.7*
Nitrate-N				
Control	134.2	108.1	93.4	73.2
Flooding	134.2	282.3*	97.9	69.3

* Significantly different at the treatment level within one nitrogen compound at p=0.05.

根部木質液中另一重要含氮化合物是胺基酸，由圖 6 可知，淹水一天，根部 木質液中胺基酸含量顯著提高三倍以上，爾後下降，但至淹水五天，其含量仍然比對照植株高 2 倍。

由上述試驗資料可知，淹水逆境不但抑制根部轉運能力，也改變根部木質液中含氮化合物的含量。這種的改變反應出淹水濕害造成了玉米幼苗根部氮素代謝發生了明顯的變化。

進一步分析所累積的胺基酸，發現以 tyrosine 及 alanine 的含量增加最多，其次是 asparagine、lysine 及 serine；相反地 aspartic acid 明顯的減少，arginine、methionine、tryptophan 及 ornithine 也都有減少的現象。Proline與 γ-aminobutyric acid 只有

在淹水濕害較嚴重時才會增加（資料未列）。在淹水下，作物根部胺基酸累積或含量的增加是相當普通的現象，雖然不同物種不同的胺基酸變化並不完全相同；例如Lambers (1978) 指出 *Senecio aquaticus* 在淹水下，alanine 含量沒有明顯的改變，serine 與 glycine 則顯著減少，但是 glutamic acid 及 aspartic acid 含量卻顯著增加。

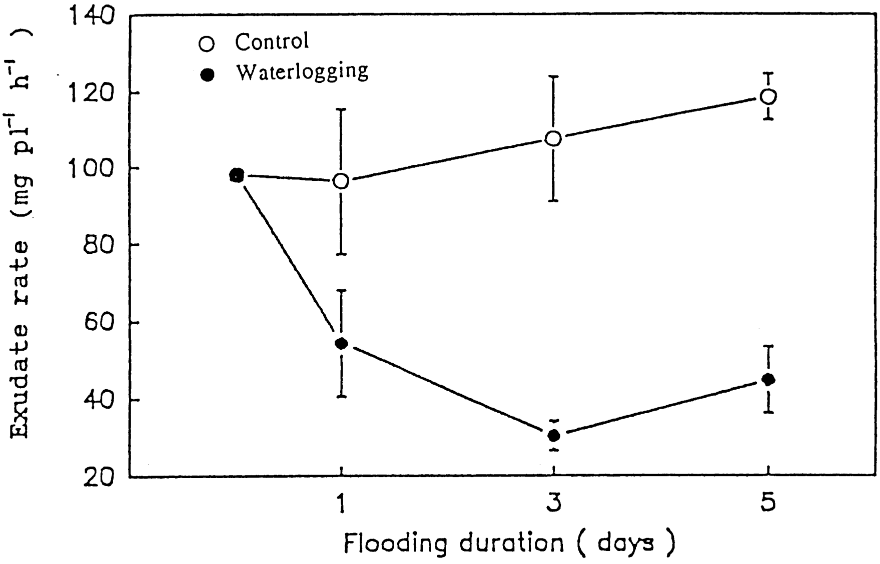

Fig. 5. Changes in the root exudate rate of corn seedlings exposed to flooding.

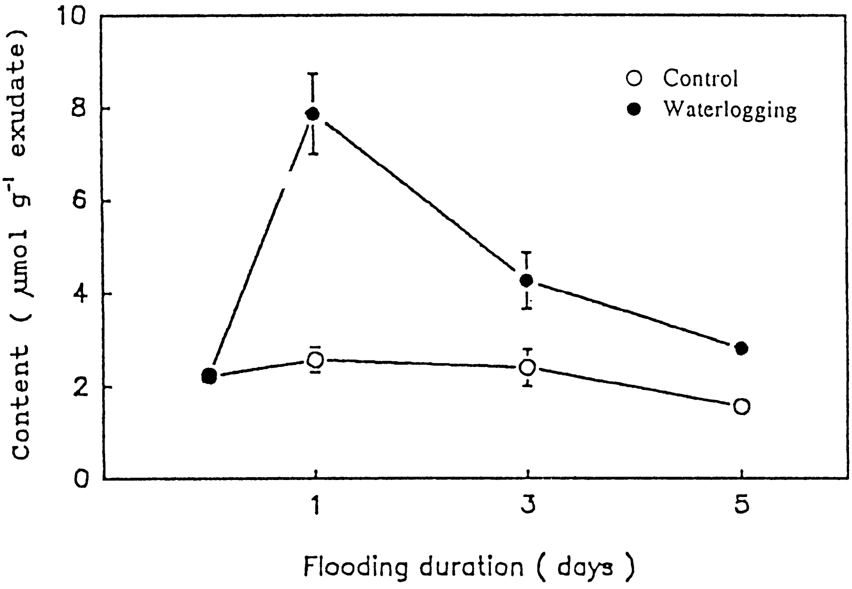

Fig. 6. Changes in the free amino acids content of root exudate of corn seedling exposed to flooding.

在淹水下，根部木質液胺基酸含量增加，有以下幾種可能：(i) 根部與地上部蛋白質合成減少，胺基酸的利用減少而累積，(ii) 根部蛋白質分解增加，(iii)根部胺基酸的合成增加。許多報告（Brambilla et al., 1986；Menegus et al.,1984；Mocguot et al., 1981）指出在淹水逆境下，玉米根部蛋白質合成作用大都受到限制，但是蛋白質分解作用並未增加，可見玉米根部胺基酸的增加，並非由於蛋白質分解而來的。本試驗分析參與氮素代謝的酵素活性，發現GOGAT及GDH活性都增加（表9），因此推論淹水可以促進根部胺基酸的合成。由於胺基酸合成增加，加上胺基酸被利用在合成蛋白質的作用減少，以致造成胺基酸在根部的累積。

玉米幼苗根部在淹水下，胺基酸累積在其生理上必有其特定意義，這種累積可能與玉米對濕害適應性有關係。Gilchrist and Kosuge (1980) 指出淹水下玉米根部 tyrosine 累積可能是一種減輕中間代謝毒害的路逕之一。Reid et al. (1985)也指出 alanine、proline 及 γ-aminobutyric acid 合成，可作爲細胞代謝緩衝劑，可以消耗多餘 H^+ 以維持細胞質的 pH，以減少在淹水下細胞發生酸化，而產生濕害。

綜合本試驗結果，顯然可知，玉米遭受淹水濕害時，植株形態與生理上產生許多不同的反應，這些反應可視爲玉米植株遭受淹水濕害的癥狀，另外一方面可視爲玉米植株對淹水濕害產生適應性的一種反應。換言之，玉米植株利用形態及生理上的改變來增加對濕害逆境的容忍性，渡過這種逆境，使其繼續生存。因此在逆境下，作物所發生的傷害與容忍性反應二者有時很難區別，也許只是程度上的差別。

Table 9. Changes in various enzyme activity of root of V4 corn cv. TNG 351 seedling suffering from a 5-day flooding treatment (growth chamber, 1990)

Enzyme	Control	Flooding
Glutamine synthetase (μ mol g^{-1}FW h^{-1})	0.70	0.71
Glutamate synthase (μ mol g^{-1}FW h^{-1})	3.7	5.9
Glutamate dehydrogenase (μ mol g^{-1}FW h^{-1})	62	65
Nitrate reductase (μ mol g^{-1}FW h^{-1})	0.75	0.85

誌　謝

本研究承蒙行政院農委會與國科會經費資助，始能順利完成，特表謝意。試驗期間承省農試所、臺南區與高雄區農業改良場協助，部份工作承鄭美淑與王祝仙小姐協助，深表謝忱。

引用文獻

1. 朱德民、蔡秀隆。1992。浸水與玉米生長發育。中華農藝 2:43-56。
2. 吳炳奇。1986。人工浸水對玉米生長與產量的影響。國立中興大學糧食作物研究所碩士論文。臺中，臺灣。
3. 高德錚。1984。玉米臺農 351 號耐水性之初步研究。臺中區農業改良場研究彙報 8:75-80。
4. 臺灣省政府農林廳。1994。臺灣農業年報。南投，臺灣。
5. 鄭美淑。1987。人工浸水對玉米幼苗出土及生長的影響。國立中興大學糧食作物研究所碩士論文。臺中，臺灣。
6. 盧淑華。1985。不同期作下光合產物供源、積儲和營養要素的分配與玉米產量的關係。國立中興大學糧食作物研究所碩士論文。臺中，臺灣。
7. Brambilla, I., A. Bertani, and R. Reggiani. 1986. Effect of inorganic nitrogen nutrition (ammonium and nitrate) on aerobic and anaerobic metabolism in excised rice roots. J. Plant Physiol. 123:419-428.
8. Drew, M. C., M. B. Jackson, and S. C. Giffard. 1979. Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. Plnata 147:83-88.
9. Fausey, N. R. and M. B. McDonald. 1985. Emergence of inbred and hybrid corn following flooding. Agron. J. 77:51-56.
10. Gilchrist, D. G. and T. Kosuge. 1980. Aromatic amino acid biosynthesis and its regulation. In: B. J. Miflin (ed.). The Biochemistry of Plants. Vol. 5 (B. J. Miflin, ed.). Academic Press, New york.
11. Kai, H. and K. Wada. 1979. Chemical and biological immobilization of nitrogen in paddy soils. In: Nitrogen and Rice. pp.157-174. IRRI, Los Banos, Philippines.
12. Kawase, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. Hort. Sci. 16:30-33.
13. Lambers, H., E. Steingrover, and G. Smakman. 1978. The significance of oxygen transport and metabolic adaptations in flood-tolerance in *Senecio* species. Physiol. Plant. 43:277- 281.
14. Menegus, F., I. Brambilla, and A. Bertani. 1984. Nutrient translocation pattern and accumulation of free amino acids in rice coleoptile elongation under anoxia. Physiol. Plant. 61:203-208.
15. Mocquot, B., C. Prat, C. Mouches, and A. Pradet. 1981. Effect of anoxia on energy charge and protein synthesis in rice embryo. Plant Physiol. 68:636-640.
16. Nakamoto, H., M. S. B. Ku, and G. E. Edwards. 1983. Photosynthetic characteristics of C_3- C_4 intermediate *Flaveria* species. II. Kinetic properties of phosphoenolpyruvate carboxylase from C_3, C_4 and C_3- C_4 intermediate species. Plant and

Cell Physiol. 24: 1387-1393.

17.Oaks, A., I. Stulen, K. Jones, M. J. Winspear, S. Misra, and I. L. Boesel. 1980. Enzymes of nitrogen assimilation in maize roots. Planta 148:477-484.

18.Reid, R. J., B. C. Loughman, and R. G. Ratcliffe. 1985. ^{31}P NMR measurements of cytoplasmic pH changes in maize root tips. J. Exp. Bot. 36:889-897.

19.Sieben, W. H. 1964. Effect of drainage conditions on soil-N supply and yield. Landbouwkundig Tijdschrift 76:784-802.

20.Singh, R. and B. P. Ghildyal. 1980. Soil submergence effects on nutrient uptake, growth, and yield of five corn cultivars. Agron. J. 72:737-741.

21.Wenkert, W., N. R. Fausey, and N. D. Watters. 1981. Flooding responses in *Zea mays* L. Plant and Soil 62: 351-366.

22.Yoshida, S., D. A. Forno, J. H. Cock, and K. A. Gomez. 1972. Laboratory manual for physiological studies of rice. 2nd ed. IRRI. Los Banos, Phili- ppines.

23.Yu, P. T., L. H. Stolzy, and J. Letey. 1969. Survival of plants under prolonged flooded conditions. Agron. J. 61:844-847.

24.Zeevaart, J. A. D. 1979. Regulation of assimilate partitioning. In: Partitioning of Assimilates. Summary reports of a workshop at Mich. State Univ., East Lansing, Michigan.

Effects of Flooding on Growth and Development of Corn

Shiow-Long Tsai[1] and Teh-Ming Chu[2]

[1] Department of Plant Industry, National Pingtung Polytechnic Institute, Pingtung, Taiwan, ROC.

[2] Graduate Institute of Agronomy, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan, ROC.

Abstract

Flooding was frequently occurred due to unevenly distribution of precipitation in Taiwan. Corn plants were more tolerant to flooding stress than other upland crops. Whereas, it was injured as the plants suffer from a 3-day flooding stress. The emergence of corn seed was highly susceptible to flooding during growth period, also the early growth stage (third leaf stage to fifth leaf stage) was sensitive to flooding. The damage was diminished as corn plants were entering repro-

ductive stage except plants were lodged.

Corn yield was significantly decreased as the plants subjected to flooding stress, and yield reduction was mainly due to decrease in kernel number per ear. The decrease in yield was closely related to a lower source potential, as well as a lower sink potential.

Leaf growth was restricted, photosynthesis was declined and chlorosis by flooding treatment. While seminal roots was die and decay, adventitious roots growth was inhibited. However, flooding could promote the formation of adventitious roots at the upper nodes. This new formed adventitious roots have aerenchyma that contributed the tolerant to flooding stress.

And it was observed that nitrogen concentration decreased in the leaves, but not in the roots when the plants were subjected to flooding treatment. This means that there may have been a limited translocation of nitrogen out of roots to shoots.

Analyses of enzymes and components corresponding to nitrogen metabolisms showed that both increment of nitrite and free amino acids in the root tissue under flooding condition were expressed significantly. Amino acids accumulation could be due to both reduction of protein synthesis and increase of amino acid synthesis. Accumulation of tyrosine and alanine were expressed more significantly among amino acids in flooded corn roots. Accumulation of amino acids in roots may be play a regulatory role in alleviation of flooding injury.

Key word: Corn, Flooding, Germination, Yield, Nitrogen metabolism.